MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE FLORALES DES APOCYNACÉES : I. DIFFÉRENCES ESSENTIELLES ENTRE LES PLUMÉRIOIDÉES ET LES TABERNÆMONTANOIDÉES

P. BOITEAU & L. ALLORGE

BOITEAU, P. & ALLORGE, L. — 24.02.1978. Morphologie et biologie florales des Apocynacées : I. Différences essentielles entre les Plumérioïdées et les Tabernæmontanoïdées, *Adansonia*, ser. 2, 17 (3) : 305-326. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Certains auteurs distinguent *Plumerioideæ* et *Tabernæmontanoideæ*. D'autres considèrent les *Tabernæmontaneæ* comme une tribu au sein des *Plumerioideæ*. Il existe d'importantes différences de morphologie florale, au niveau des annexes glandulaires du calice, de la structure des carpelles, de la vascularisation de la corolle, des étamines, enfin. qui ne présentent un tissu moteur que chez les *Tabernæmontanoideæ*. Ces différences morphologiques correspondent à deux modes différents de biologie florale : les *Plumerioideæ* sont le plus souvent autopollinisées et n'exigent que très rarement l'intervention d'insectes spécialisés; les *Tabernæmontanoideæ* sont exclusivement entomogames et à fécondation croisée. Ces différences sont recoupées également du point de vue chimiotaxonomique. Il est donc juste de distinguer en tant que sous-familles les *Plumerioideæ* et *Tabernæmontanoideæ*. La première de ces deux sous-familles est plus primitive que les *Tabernæmontanoideæ*, *Cerberoideæ* et *Echitoideæ*.

ABSTRACT : Some authors distinguish *Plumerioideæ* and *Tabernæmontanoideæ*. Others consider the *Tabernæmontaneæ* as a tribe belonging to the *Plumerioideæ*. There are important differences as far as the morphology of the flowers is concerned: the glandular organs of the calyx, structure of the carpels, vascularisation of the corolla, and finally the stamens showing a motive tissue like *Tabernæmontanoideæ*. These morphological differences are in accordance with two different principles of floral biology ; the *Plumerioideæ* are mostly self-pollinated and only seldom require the visit of specialised insects, whereas the *Tabernæmontanoideæ* are exclusively entomogamous and cross-pollinated. These differences are emphasized by chemiotaxonomic facts as well. It is, therefore, justified to distinguish at subfamily rank: *Plumerioideæ* and *Tabernæmontanoideæ*. The former is more primitive than *Tabernæmontanoideæ*, *Cerberoideæ* and *Echitoideæ*.

Pierre Boiteau et Lucile Allorge, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La sous-famille des *Plumerioideæ* a été distinguée très anciennement par A. DE CANDOLLE (1844), BENTHAM & HOOKER (1873), K. SCHUMANN (1895). Il faut toutefois noter que ses limites ont quelque peu varié dans le temps.

La sous-famille des *Tabernæmontanoideæ*, créée par STAPF (1902), a été beaucoup moins unanimement admise.

Après avoir été reconnue par PICHON (1948), elle a été ramenée par ce même auteur au rang de simple tribu des *Plumerioideæ* (PICHON, 1950)

qui s'en est d'ailleurs expliqué. Il avait tout d'abord basé cette sous-famille sur la présence d'un arille autour de la graine. Mais, par la suite, il abandonna les caractères liés au fruit et à la graine, pour ne considérer exclusivement que les caractères floraux. L'étude sur matériel sec, la seule accessible à l'époque pour le matériel exotique, ne lui permit pas de mettre en évidence d'autre différence que la forme des anthères. On sait que celles des *Plumerioideæ* ont des sacs polliniques d'égale longueur, fertiles dans toute leur étendue, et sont dorsifixes, alors que celles des *Tabernæmontanoideæ* ont des sacs polliniques externes se prolongeant à la base par une partie stérile — que PICHON (1948) appelle les « queues » de l'anthère —, et qu'elles sont basifixes. Cette seule différence lui parut insuffisante pour justifier la distinction de deux sous-familles. Il n'admit donc désormais qu'une simple tribu des *Tabernæmontaneæ* au sein de la sous-famille des *Plumerioideæ*, position qui a été conservée depuis lors par de nombreux systématiciens.

Pour ne rappeler que les travaux les plus récents, D. GANZIGER & M. HESSE (1976), dans une étude chimiotaxonomique sur les *Apocynaceæ*, ne mentionnent que trois sous-familles : *Plumerioideæ*, *Cerberoideæ* et *Echitoideæ*[1]. Ces auteurs s'inspirent, disent-ils, d'un document de MARKGRAF sans en préciser l'époque. Mais, dans sa récente révision des *Apocynaceæ* de Madagascar (1976), MARKGRAF distingue sans aucune ambiguïté les *Tabernæmontanoideæ* en tant que sous-famille (voir : Relations naturelles des genres d'*Apocynaceæ* malgaches, pp. 10-12).

Les différences dans la morphologie et la biologie florales sont en effet beaucoup plus grandes entre ces deux sous-familles que ne l'avait pensé PICHON et nous espérons le montrer de façon convaincante dans la présente étude.

Du point de vue de la chimiotaxonomie, la confusion entre ces deux sous-familles nous paraît d'autant plus regrettable qu'elle masque leurs profondes différences et interdit, du même coup, l'utilisation de ces différences chimiotaxonomiques dans l'étude d'un problème capital : celui de l'évolution des principales lignées de la famille.

Nous consacrerons donc un paragraphe, à la fin de cet article, à l'exposé sommaire de ces différences chimiotaxonomiques entre *Plumerioideæ* et *Tabernæmontanoideæ*, nous réservant d'y revenir de façon plus détaillée, en collaboration avec H. P. HUSSON, dans une étude à paraître ultérieurement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES :

La morphologie florale des *Apocynaceæ* est généralement étudiée par les systématiciens sur le seul matériel sec et par examen à la loupe binoculaire qui ne permet guere de grossir l'objet examiné que de 10 à 40 fois. Nous avons constaté en maintes circonstances que cette technique est insuffisante.

La présente note, comme le travail antérieur de L. ALLORGE (1976), est basée sur l'étude anatomique de matériel frais, fixé et conservé dans l'alcool à 70 %. Ce matériel a fait l'objet de coupes en séries, classiques en anatomie florale, après inclusion à la paraf-

1. *Lloydia* 39 (5) : 330-331, tableau 2.

fine. Les coupes d'une épaisseur de 10 à 15 µm, ont subi la double coloration à la safranine et au « fast green ». Pour le détail des techniques, voir L. ALLORGE (1976).

La liste des espèces étudiées et l'origine des échantillons, pour les *Plumerioideæ* et les *Tabernæmontanoideæ*, fait l'objet du *tableau I*.

TABLEAU I : ESPÈCES ÉTUDIÉES

I. — PLUMÉRIOÏDÉES :		
• *Melodinus celastroides* Baill.	Sévenet 475	N.C.
• *Rauvolfia schumanniana* (Sch.) Boit. . . .	Sévenet 411	N.C.
• *Cabucala erythrocarpa* (Vatke) Markgr. + var. *angustifolia* (Pichon) Markgr.	Boiteau 1009	Mad.
• *Ochrosia silvatica* Däniker.	Sévenet 399	N.C.
• *Ochrosia balansæ* Baill.	Sévenet 405	N.C.
• *Ochrosia grandiflora* Boit.	Sévenet 419	N.C.
• *Neisosperma brevituba* (Boit.) Boit.	Sévenet 576	N.C.
• *Neisosperma lifuana* (Guill.) Boit.	Sévenet 809	N.C.
• *Neisosperma miana* (Baill. ex White) Boit.	Sévenet 406	N.C.
• *Neisosperma thiollierei* (Montrouzier) Boit.	Sévenet 385	N.C.
• *Kopsia singapurensis* Ridl.	Boiteau s.n.	
• *Alyxia caletioides* (Baill.) Guill..	Sévenet 686	N.C.
• *Alstonia odontophora* Boit..	Sévenet 407	N.C.
• *Plumeria rubra* L.	cult. Muséum	
• *Himatanthus articulatus* (Vahl) Woodson .	Sastre	Guy. F.
• *Catharanthus roseus* (L.) G. Don . . .	cult. Gif-sur-Yvette	
• *Vinca major* L..	cult. Gif-sur-Yvette	
• *Amsonia tabernæmontana* Walt..	cult. Muséum	
• *Holarrhena curtisii* King & Gamble . . .	cult. Gif-sur-Yvette	
II. — TABERNÆMONTANOÏDÉES :		
• *Pagiantha cerifera* Markgr..	Sévenet s.n.	N.C.
• *Capuronetta elegans* Markgr.	Debray 1969	Mad.
• *Pandacastrum saccharatum* Pich.	S.F. 28113	Mad.
• *Ervatamia dæmeliana* Domin	cult. Gif	Austr.
• *Ervatamia pandacaqui* (Poir.) Pich.	Lallemand : Ile de la Réunion	
• *Hazunta modesta* (Bak.) Pichon + subvar. *velutina* Markgr.	S.F. 27847	Mad.
• *Pandaca caducifolia* Markgr.	S.F. 27330	Mad.
• *Tabernæmontana citrifolia* L..	Fournet s.n.	Guadel.
• *Peschiera arborea* (Rose) Markgr.	Jacquemin 1895	Guy. F.
• *Stenosolen heterophyllus* (Vahl) Markgr.. .	Sastre 4172	Guy. F.
• *Bonafousia tetrastachya* (H., B. & K.) Markgr.	Sastre 3815	Guy. F.
• *Stemmadenia galeottiana* (A. Rich.) Miers	Sastre 4838	Costa-Ric.
• *Schizozygia coffeoides* Baill.	cult. Muséum	
• *Crioceras dipladeniiflorus* (Stapf) K. Sch. .	A. Bouquet : cult. Gif-sur-Yv.	
• *Tabernanthe iboga* Baill.	Matériel sec	
• *Voacanga thouarsii* Roemer & Schult. . .	Boiteau s.n.	

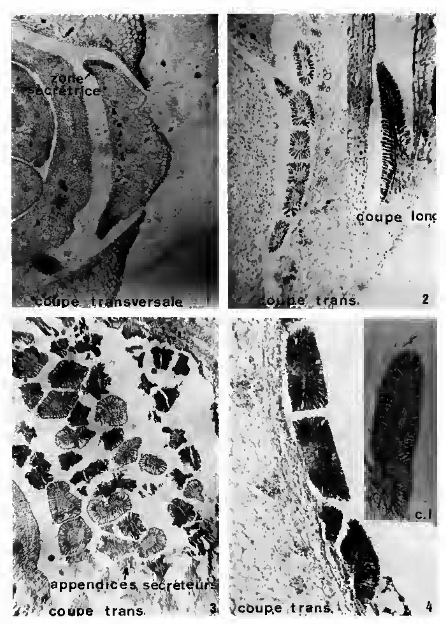
1. — LES ANNEXES GLANDULEUSES DU CALICE (Pl. 1).

Le calice des *Plumerioideæ* est le plus souvent dépourvu d'appareil glandulaire. Lorsque cet appareil existe, comme c'est le cas ici chez *Alstonia odontophora* Boiteau (Pl. 1, *1*), il consiste en une *zone sécrétrice* limitée au seul bord recouvert du sépale. La préfloraison du calice étant ici quinconciale, comme c'est d'ailleurs le cas dans l'immense majorité des genres de cette famille, nous avons choisi l'un des sépales dont les deux bords sont recouverts. De telles zones sécrétrices existent notamment dans les genres *Alstonia*, *Vinca*, *Ochrosia*, *Neisosperma*, *Holarrhena*. On notera que ces zones sécrétrices s'étendent nettement sur la face extérieure du sépale, ce qui n'est jamais le cas des appendices sécréteurs des *Tabernæmontanoideæ*. Par leur situation, ces zones sécrétrices sont, ontogéniquement, assimilables à des stipules du sépale.

Chez presque toutes les *Tabernæmontanoideæ*, l'appareil glandulaire existe. Il n'est absent que chez quatre espèces du genre africain *Gabunia* (sur les 8 que comporte ce genre). Mais il est constitué, ici, par des *appendices sécréteurs* nettement individualisés, situés à l'aisselle du sépale. Chaque appendice comporte une colonne d'origine ligulaire, non vascularisée, portant sur toutes ses facettes de nombreuses glandes. En coupe transversale, chacun de ces appendices offre le plus souvent un aspect polyédrique du fait de la compression entre le sépale et la base du tube de la corolle. Ces appendices ont été nommés « *squamellæ* » par Woodson & Moore (1938) et « *écailles calicinales* » par Pichon (1948). Ces auteurs ne semblent pas avoir observé leur nature sécrétrice. Il est à noter que le rattachement des appendices sécréteurs au sépale s'effectue d'autant plus haut qu'ils sont plus marginaux (L. Allorge, 1976).

La figure 2 montre, chez *Pagiantha cerifera* Markgraf, la coupe longitudinale d'un des appendices sécréteurs et la coupe transversale de l'ensemble des appendices d'un même sépale. La figure 4 montre, de même, chez *Hazunta modesta* (Baker) Pichon, la coupe longitudinale d'un appendice et la coupe transversale de l'ensemble des appendices d'un même sépale. On notera que, dans ces deux espèces, les appendices forment un seul verticille. Par contre, comme le montre la figure 3, chez *Stemmadenia galeottiana* (A. Rich.) Miers, ils sont disposés en plusieurs verticilles.

L'appareil glandulaire des *Tabernæmontanoideæ*, présent chez l'immense majorité des espèces, voit son efficacité considérablement renforcée, par rapport à celui des *Plumerioideæ* qui possèdent des zones sécrétrices disposées « à plat » et ne représentant, dans le meilleur des cas, que le centième de la surface sécrétrice des premières. Les *Tabernæmontanoideæ* apparaissent ainsi comme beaucoup plus entomophiles que les *Plumerioideæ*, ce qui peut permettre, indirectement, la datation de leur apparition par rapport à celle des groupes d'insectes électivement attirés par leurs sécrétions calicinales.



Pl. 1. — Annexes glanduleuses du calice : **1, Alstonia odontophora** Boit., Plumérioïdées, zone glanduleuse en bout de sépale. — Tabernæmontanoïdées, appendices sécréteurs individualisés : **2, Pagiantha cerifera** Markgr.; **3, Stemmadenia galeottiana** (A. Rich.) Miers; **4, Hazunta modesta** (Bak.) Pichon.

2. — ISOMORPHIE ET HÉTÉROMORPHIE DES CARPELLES

On sait qu'il existe, chez les *Plumerioideæ*, 2, 3, 4 ou 5 carpelles. Dans le cas où il existe deux carpelles distincts, cas le plus comparable à celui des *Tabernæmontanoideæ* prises dans leur ensemble, les deux carpelles sont toujours isomorphes au niveau de l'ovaire (Pl. 2).

La figure 5 illustre ce cas chez *Kopsia singapurensis* Ridley. On notera également, sur cette coupe, le disque constitué de deux écailles alterni-carpelles, nettement indépendantes des carpelles proprement dits.

Chez les *Tabernæmontanoideæ*, au contraire, les carpelles sont toujours hétéromorphes. La figure 6 montre la coupe transversale des carpelles chez *Ervatamia dæmeliana* Domin. On voit très nettement que l'un des carpelles présente en gros une coupe en triangle isocèle, alors que l'autre offre une coupe en trapèze. On notera aussi, sur cette coupe, que le disque est entièrement incorporé à l'ovaire et ne se traduit que par une bande de coloration plus foncée bien visible. Les figures 7 et 8 montrent la même hétéromorphie au niveau de l'ovaire, respectivement chez *Pandaca caducifolia* Markgraf et chez *Voacanga thouarsii* Roem. & Schultes.

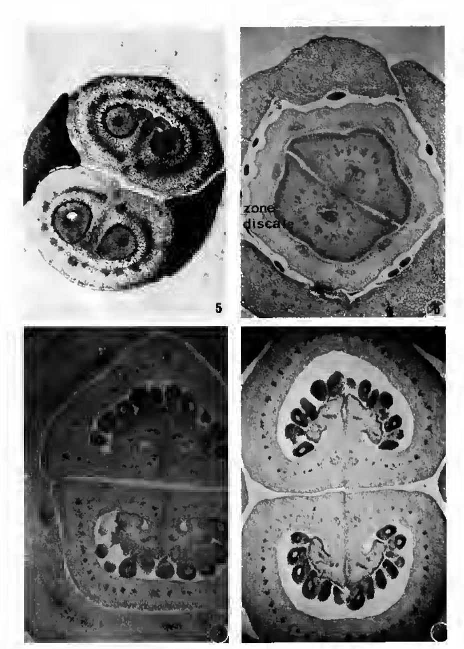
Cette particularité (tendance à la zygomorphie) est absolument générale chez les *Tabernæmontanoideæ*. Cependant, lorsque les carpelles sont soudés à leur base, comme c'est le cas par exemple chez les *Crioceras* ou chez *Pandaca eusepaloides* Markgraf, l'hétéromorphie n'est perceptible que dans la partie de l'ovaire située au-dessus du disque. Chez le genre *Tabernanthe* où les carpelles sont entièrement soudés, elle devient inobservable.

Ajoutons que la vascularisation des carpelles est différente dans les deux sous-familles. Chez les *Plumerioideæ*, le nombre total des faisceaux cribro-vasculaires varie de 7 à 15 suivant les genres, avec très souvent 13 faisceaux par carpelle. Ce nombre est toujours plus élevé pour les *Tabernæmontanoideæ*, avec un minimum de 17 faisceaux et un maximum de 47 faisceaux; nombre modal : 33 faisceaux.

Au niveau de la clavoncule, il existe également d'importantes différences que résume la Pl. 3.

Chez les *Plumerioideæ*, la coupe de la clavoncule est généralement circulaire et la fusion entre les deux phyllomes carpellaires complète. Bien qu'on sache, depuis les travaux de Payer (1857) et ceux de Walker (1975) que cette soudure est post-génitale, les phyllomes étant indépendants dans la jeune ébauche florale, elle n'en est pas moins invisible sur les coupes. La figure 9 montre celle d'*Himatanthus articulatus* (Vahl) Woodson. Il en est de même chez tous les genres de *Plumerioideæ*.

Par contre, chez les *Tabernæmontanoideæ* qu'on peut considérer comme les plus typiques, la coupe de la clavoncule affecte la forme d'une étoile à 5 branches et il n'est pas rare que la fusion entre les deux phyllomes soit incomplète. Par exemple, chez *Pandaca caducifolia* Markgraf (fig. 10), on distingue nettement les cellules épidermiques des deux phyllomes subsistant au niveau des soudures. On voit alors clairement que deux des branches de l'étoile appartiennent à l'un des phyllomes (que nous appellerons « do-



Pl. 2. — Carpelles symétriques chez les Plumérioïdées : **5, Kopsia singapurensis** Ridley. — Carpelles asymétriques chez les Tabernæmontanoïdées : **6, Ervatamia dæmeliana** Domin; **7, Pandaca caducifolia** Markgr.; **8, Voacanga thouarsii** Roem. & Schult.

miné »), alors que les trois autres branches appartiennent au phyllome « dominant ». Il y a donc, à ce niveau aussi, une très nette hétéromorphie.

Les poils glanduleux peuvent avoir, sur ces formes à coupe en étoile, deux types de répartition. Ils peuvent être répartis sur toute l'étendue des branches, comme c'est le cas chez les genres *Tabernæmontana*, *Pandaca*, *Bonafousia*, *Stenosolen*, etc. (fig. 12), ou, au contraire, présents seulement à l'extrémité des branches, comme chez les *Voacanga* (fig. 11) ou disposés de façon intermédiaire chez les *Schizozygia* (fig. 17).

Mais l'hétéromorphie est très loin ici de revêtir un caractère aussi général qu'au niveau de l'ovaire. Il est des *Tabernæmontanoideæ* dont la clavoncule, vue en coupe, est beaucoup plus proche de celle des *Plumerioideæ*. Par exemple, chez *Ervatamia dæmeliana* Domin, la soudure entre les deux phyllomes est marquée à la périphérie par une légère dépression et les deux moitiés sont discernables, mais très sensiblement égales. Ces formes restées très proches des *Plumerioideæ* par leur clavoncule, nous semblent pouvoir être qualifiées de genres « archaïques », par rapport aux formes « évoluées », à clavoncule étoilée. Mais ceci sous réserve que les autres paramètres, *y compris leur composition chimique*, *la nature des alcaloïdes présents et les incorporations de précurseurs marqués*, confirment ce relatif « archaïsme » au sein des *Tabernæmontanoideæ*.

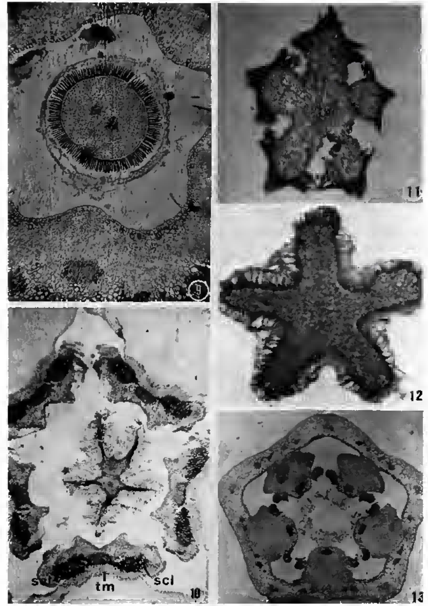
Il est à noter que l'hétéromorphie des carpelles chez les *Tabernæmontanoideæ* est homologue de l'anisophyllie qu'on constate au niveau de leur appareil végétatif. On sait que dans cette sous-famille les paires de feuilles, disposées radialement par rapport à la couronne de l'arbre ou de l'arbuste, sont inégales, comprenant une grande feuille vers l'extérieur et une petite feuille vers l'intérieur, alors que les paires de feuilles disposées tangentiellement sont isophylles. Cette particularité, nous amènera à vérifier si les phyllomes carpellaires ont bien, chez toutes les *Tabernæmontanoideæ*, une même disposition relative par rapport à l'axe floral, problème que nous n'avons pas encore pu résoudre sur les coupes en séries.

Il existe enfin des différences au niveau des stigmates entre les deux sous-familles.

Chez les *Plumerioideæ*, les stigmates revêtent une grande diversité. Ils peuvent avoir une grande dimension relativement à la clavoncule, comme c'est le cas chez les *Alyxia*, *Cabucala*, *Rauvolfia*, *Ochrosia*, *Neisosperma*, ou au contraire être très réduits, comme chez les *Alstonia*, *Melodinus*, etc. Mais ils sont toujours recouverts de poils sécréteurs et paraissent réceptifs sur les deux faces, ce qui semble en rapport, comme nous le verrons, avec une fécondation anémogame.

La présence de grains de pollen germés a été relevée tant sur la face interne que sur la face externe (*Alyxia*, fig. 14).

Par contre, les *Tabernæmontanoideæ* paraissent adaptées à une fécondation à la fois plus entomogame et plus obligatoirement croisée comme nous le verrons à propos des modes de biologie florale comparée. Leurs stigmates sont étroitement appliqués l'un contre l'autre jusqu'à l'écartement des étamines. Lorsqu'ils s'écartent, ils découvrent une surface interne papilleuse qui devient alors sécrétrice (fig. 15 et 20). Leur surface externe



Pl. 3. — Clavoncules en section transversale : — Pluméroïdées : 9, **Himatanthus articulatus** (Vahl) Woodson. — Tabernæmontanoïdées : 10, **Pandaca caducifolia** Markgr. ; 11, **Voacanga thouarsii** Roem. & Schult. ; 12, **Stenosolen heterophyllus** (Vahl) Markgr. ; 13, **Crioceras dipladeniiflorus** (Stapf) K. Schum., la chute de la corolle entraîne une partie des branches de la clavoncule qui reste cependant adhérente à l'ovaire. (*scl* = sclérenchyme ; *tm* = tissu moteur).

par contre est toujours glabre et non réceptive. Nous n'y avons jamais relevé la présence de grains de pollen germés.

3. — DIFFÉRENCES DANS LA COROLLE

On sait que le tube de la corolle, chez toutes les *Apocynaceæ* (genre *Apocynum* exclu), comporte deux parties différentes tant par leur développement ontogénique que par leur morphologie, comme l'ont montré notamment Boke (1948), puis Guédès & Gourret (1973).

La partie inférieure du tube, située au-dessous du point de séparation du filet des étamines, que nous appellerons « tube inférieur » présente des soudures congénitales; elle est formée, dès l'origine, d'un anneau continu de cellules. Son développement est toutefois tardif et sa croissance en longueur n'intervient que lorsque les structures du disque, de l'ovaire, des étamines et de la clavoncule sont pratiquement achevées (L. Allorge, 1976, p. 71-72).

La partie supérieure du tube, située au-dessus du point de séparation du filet des étamines, que nous appellerons « tube supérieur », résulte au contraire de la soudure post-génitale de cinq massifs cellulaires, distincts à l'origine dans la jeune ébauche florale. Cette soudure peut d'ailleurs rester incomplète chez certains genres : *Aspidosperma*, *Stephanostegia*, etc.

Chez les *Plumerioideæ*, le tube inférieur comporte toujours 10 faisceaux cribro-vasculaires, répartis en deux cercles : le cercle externe correspondant aux faisceaux qui vont irriguer les cinq lobes, le cercle interne, à ceux qui se poursuivront dans les cinq étamines. La seule exception trouvée jusqu'ici est le genre *Melodinus*, ce qui s'explique dans ce genre par la vascularisation particulière due à l'existence d'une couronne.

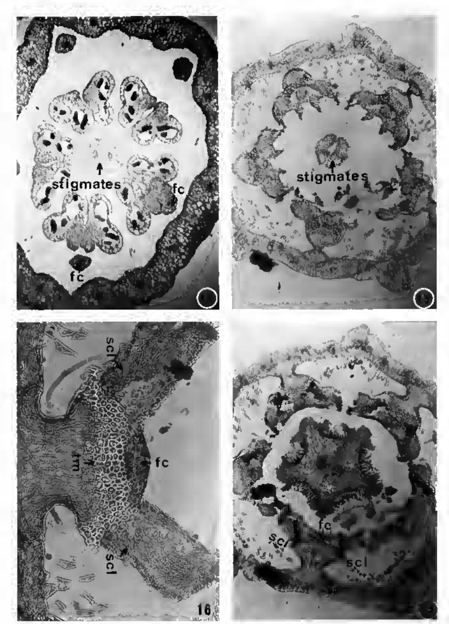
Chez les *Tabernæmontanoideæ*, le tube inférieur comporte généralement 20 faisceaux, répartis en deux cercles. Le cercle externe comporte 15 faisceaux, répartis par groupes de 3; chaque groupe de 3 correspond à l'un des lobes et comporte au centre un faisceau plus gros, et deux faisceaux plus petits de part et d'autre; ces trois faisceaux ont une origine commune à leur base, et sont fusionnés en un seul dans toute la région correspondant à la gaine du phyllome. Le cercle interne, au contraire, comporte 5 faisceaux comme chez les *Plumerioideæ*.

Notons toutefois que chez les *Ervatamia* et certains *Hazunta* les trois faisceaux restent fusionnés jusque vers la mi-hauteur du tube inférieur (fig. 6).

La vascularisation du tube supérieur, plus ramifiée, présente une importance au niveau des genres, mais ne présente pas de caractères en corrélation avec ceux des deux sous-familles.

La torsion du tube sur lui-même est un phénomène général chez les *Tabernæmontanoideæ*. Elle peut avoir un caractère générique suivant qu'elle intéresse seulement le tube inférieur, seulement le tube supérieur ou les deux. Elle peut aussi s'accompagner ou non de la spiralisation du style.

Ces phénomènes n'ont jamais été observés chez les *Plumerioideæ*.



Pl. 4. — Étamines en coupe transversale : — Plumérioïdées : **14, Alyxia caletioides** (Baill.) Guill. × 45. — Tabernæmontanoïdées : **15-17, Schizozygia coffeoides** Baill. (15,17 × 45; 16 × 450). (*scl* = sclérenchyme; *tm* = tissu moteur; *fc* = faisceau conducteur).

Enfin, en ce qui concerne les lobes, le sens de la rotation est toujours sinistrorse chez les *Tabernæmontanoideæ*, à l'exception du genre *Schizozygia*. Ce caractère semble présenter une importance au moins générique dans la sous-famille. Chez les *Plumerioideæ*, le sens de la torsion des lobes est à peu près aussi souvent dextrorse que sinistrorse. Mais, dans cette sous-famille, le caractère n'est même plus significatif au niveau du genre. Ainsi chez les *Alstonia*, la section *Dissuraspermum* (A. Gray) Bentham est dextrorse, alors que les autres espèces du genre sont toutes sinistrorses (voir Boiteau, Allorge & Sévenet, 1976).

4. — DIFFÉRENCES AU NIVEAU DES ÉTAMINES

Comme nous l'avons déjà dit, les différences au niveau des étamines sont si manifestes qu'elles ont été notées par de très nombreux auteurs : A. de Candolle (1844), Baillon (1891), Schumann (1895), Stapf (1902), Pichon (1948), etc.

Chez les *Plumerioideæ*, les quatre sacs polliniques ont une longueur et une importance égales; ils sont fertiles dans toute leur étendue. L'anthère est dorsifixe. Son contour général est régulièrement ellipsoïde (*Alyxia*, fig. 14).

Chez les *Tabernæmontanoideæ*, les sacs polliniques internes sont nettement plus courts que les sacs externes; ceux-ci se prolongent en effet à leur base par une partie stérile plus ou moins longue, s'étendant de part et d'autre du filet; cette partie stérile que Pichon a appelée « queue » peut être entièrement libre, ou au contraire soudée au filet sur une longueur plus ou moins grande. Le contour général de l'anthère prend ainsi un aspect sagitté très reconnaissable.

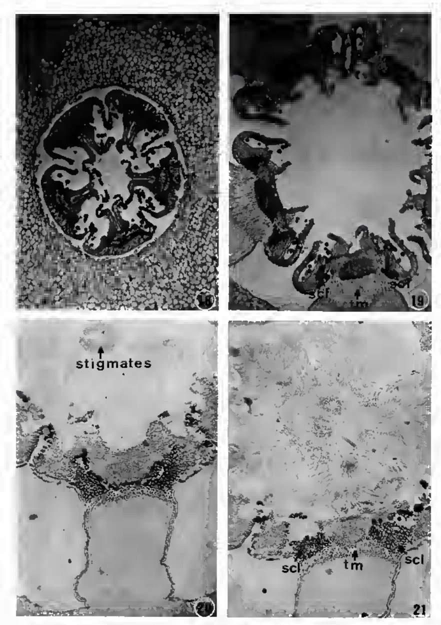
Mais à ces différences reconnues par tous les auteurs anciens, s'en ajoutent d'autres (Allorge, 1976), qui interviennent de façon importante dans la biologie florale. L'anthère des *Tabernæmontanoideæ* comporte toujours des zones de sclérenchyme qui lui confèrent une bien plus grande rigidité. Ces zones n'existent dans aucune des *Plumerioideæ* examinées (fig. 14). Et surtout, à la limite du filet et du connectif, les anthères des *Tabernæmontanoideæ* présentent un *tissu moteur* très particulier et absolument caractéristique de cette sous-famille (fig. 10, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21).

5. — DIFFÉRENCES DANS LA BIOLOGIE FLORALE

Les particularités anatomiques qui viennent d'être décrites ci-dessus sont d'autant plus importantes qu'elles correspondent à deux types distincts de biologie florale.

On sait que, contrairement à ce qui se passe chez les *Echitoideæ* où les anthères sont reliées à la clavoncule par un rétinacle, il n'existe rien de tel, ni chez les *Plumerioideæ*, ni chez les *Tabernæmontanoideæ*.

Chez les *Plumerioideæ* (Pl. 6), les étamines sont à déhiscence précoce;



Pl. 5. — **Pandacastrum saccharatum** Pichon : **18**, partie fertile de l'étamine; **19**, début du filet × 40. — **Bonafousia tetrastachya** (H.B.K.) Markgr. : **20**, niveau des stigmates; **21**, niveau de la clavoncule × 40.

elles surmontent nettement la clavoncule et les stigmates et, lors de cette dehiscence, il y a souvent autofécondation. La situation des étamines par rapport aux stigmates varie, certes, quelque peu suivant les genres, mais le seul genre dont les étamines soient nettement placées au-dessous des stigmates est le genre *Vinca* dont nous parlerons plus loin.

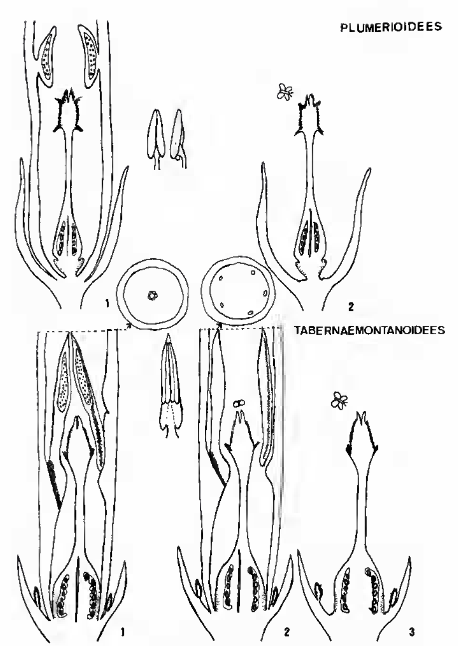
Chez les *Catharanthus*, L. ALLORGE (1976) a constaté des fécondations autogames, tant lors de culture en serre avec inflorescences protégées de l'accès des insectes que sur des fleurs dont les corolles étaient artificiellement maintenues en place. Il est cependant possible que chez d'autres genres il existe des barrières d'auto-incompatibilité en raison desquelles cette pollinisation reste inefficace.

Chez les *Plumerioideæ* en outre, la corolle est précocement caduque. Elle se détache en général très tôt aprés l'anthése par une incision annulaire située entre le tube inférieur et le réceptacle. La corolle accompagnée des étamines qui lui font corps, glisse alors comme un manchon autour du gynécée. L'ovaire reste surmonté de son style et de sa clavoncule. Les zones stigmatifères ainsi mises à nu sont alors abondamment couvertes d'une sécrétion visqueuse et peuvent facilement capter les pollens apportés tant par le vent que par les insectes. De très nombreux insectes appartenant à des groupes relativement très peu spécialisés viennent en effet visiter la clavoncule nue, attirés par ses sécrétions. Les clavoncules ainsi mises à nu restent réceptives pendant 2 à 3 jours chez certains genres : *Catharanthus*, *Cabucala*, etc., et plus longtemps encore chez d'autres genres. Elles sont d'ailleurs facilement observables même en herbier où, dans une même cyme, il n'est pas rare de trouver une ou deux clavoncules découvertes au milieu de fleurs à d'autres stades de développement. La fécondation croisée peut alors avoir lieu si l'autofécondation précédemment intervenue est restée inefficace.

La seule exception à ce mode de biologie florale est le genre *Vinca*. Ce genre, contrairement aux *Catharanthus* voisins, présente en effet des étamines à filet genouillé et, de ce fait, l'ensemble corolle-étamines ne peut glisser autour du gynécée comme nous venons de le décrire. Le style se sectionne juste au-dessus de l'ovaire et l'ensemble corolle-étamines-style-clavoncule tombe d'une pièce comme c'est la règle chez les *Cerberoideæ*. C'est pourquoi, comme l'a montré DARWIN (1861) chez *Vinca*, la fécondation ne peut avoir lieu que sous l'influence d'un insecte spécialisé. C'est une des raisons pour lesquelles les fruits sont si rares dans ce genre qui se multiplie presque exclusivement par voie végétative. Mais l'entomogamie, semble-t-il, n'est devenue la règle dans cette sous-famille que pour quelques genres récents. Elle était beaucoup moins stricte chez les *Plumerioideæ* les plus archaïques.

Chez les *Tabernæmontanoideæ*, le phénomène est plus complexe encore. du fait de la mobilité des étamines d'une part et du fonctionnement des stigmates proprement dits d'autre part.

Dans une première phase, avant l'anthèse, les étamines sont étroitement appliquées l'une contre l'autre comme chez les Synanthérées et forment dans leur ensemble, associées aux reliefs de la clavoncule, une sorte de toit



Pl. 6. — Biologie florale comparée chez les Plumérioïdées et les Tabernæmontanoïdées : voir texte.

rigide. C'est généralement à ce stade que se produit leur déhiscence. Le pollen glisse sur les stigmates glabres et non réceptifs et il s'agglomère plus ou moins aux poils de la clavoncule. Il n'y a pas autofécondation à ce stade, les stigmates restant étroitement appliqués l'un contre l'autre et non réceptifs.

Dans une deuxième phase, les étamines s'écartent sous l'influence de leur tissu moteur et leur dos s'applique contre le tube de la corolle. Les stigmates s'écartent alors l'un de l'autre et deviennent réceptifs, sécrétant un abondant mucilage. C'est le moment où les insectes spécialisés viennent surtout visiter la fleur, attirés par les sécrétions. Ils amènent avec eux des pollens étrangers qui germent rapidement sur les stigmates. Ils emportent par contre ailleurs le pollen de la fleur visitée. Ainsi la fécondation croisée devient la règle.

Dans une troisième phase, c'est la chute de la corolle entraînant les étamines; chez certains genres tels que *Crioceras* (fig. 13), les étamines sont si étroitement collées à la clavoncule qu'elles entraînent même une partie de ses poils glanduleux et des branches elles-mêmes. Les stigmates restent fonctionnels quelques jours mais la pollinisation de complément qu'ils reçoivent ne semble plus jouer qu'un rôle secondaire.

Toute la biologie de la fleur apparaît ainsi nettement plus spécialisée chez les *Tabernæmontanoideæ* que chez les *Plumerioideæ*. Elle semble adaptée, d'une part, à mieux exclure une autofécondation éventuelle, d'autre part, à une fécondation plus strictement entomogame. Les insectes qui fécondent les *Tabernæmontanoideæ* appartiennent sans doute à des groupes plus spécialisés et plus récents du point de vue évolutif. mais ce point reste à vérifier.

Ces particularités de la biologie florale nous paraissent donc confirmer que les *Tabernæmontanoideæ* constituent un groupe phylogénétiquement plus « moderne » que les *Plumerioideæ*.

Bien entendu, cela n'exclut pas qu'à notre époque il y ait aussi des lignées de *Plumerioideæ* qui aient beaucoup évolué. C'est le cas notamment chez les *Alstonieæ* et d'autres groupes où l'on trouve des formes très « modernes » comme les *Catharanthus*, *Vinca* ou *Amsonia*. Ces groupes ont évolué pour leur propre compte. Mais, dans leur ensemble, les *Plumerioideæ* constituent un ensemble dont la morphologie et la biologie restent plus « archaïques ».

C'est pourquoi ces deux ensembles ne peuvent être confondus sur le plan de la systématique.

Les *Plumerioideæ* comportent de grands genres qui existaient déjà sous forme de nombreuses espèces au moment où l'ensemble des terres qu'ils habitaient formait encore le continent de Gondwana. Certains de leurs genres, *Landolphia*, *Rauvolfia*, *Alstonia*, avaient déjà réalisé l'essentiel de leur évolution. Ils doivent, de ce fait continuer à être traités comme des ensembles par les systématiciens. C'est pourquoi, il est judicieux, par exemple, de réunir aux *Landolphia* les *Pacouria* américains. De même qu'il est juste de réunir aux *Alstonia* à fleurs sinistrorses les *Dissuraspermum* à fleurs dextrorses.

Par contre les *Tabernæmontanoideæ*, plus récentes, avaient à peine ébauché leur évolution au moment de la partition du continent de Gondwana. Elles ont, pour cette raison, déjà très bien entrevue par A. de CANDOLLE (1844) connu des évolutions plus spécialisées, bien que parallèles, d'un continent à l'autre. Aussi n'est-il pas juste de considérer, comme le fait LEEUWENBERG (1976), « un grand genre *Tabernæmontana* ». Du fait de la partition du continent de Gondwana, ce sont des lignées spécialisées par continent, une lignée américaine, une lignée africaine, une lignée malgacho-océanienne, qui se sont formées et qui ont évolué chacune pour son propre compte.

De plus la systématique des *Apocynaceæ* doit tenir compte de l'âge relatif des sous-familles. Comme l'a très bien compris WOODSON (1933) pour les *Echitoideæ*, il est indispensable pour les sous-familles « modernes » d'adopter un découpage en genres plus serré, tout simplement parce que, dans de tels groupes les écarts entre genres sont moindres qu'entre les genres de *Plumerioideæ* qui, sous l'influence d'une longue pression adaptative et des ségrégations géographiques, se sont trouvés séparés par des écarts beaucoup plus considérables. Il est donc indispensable, à l'image de ce qui a été fait pour les *Echitoideæ* par WOODSON, puis par PICHON, de diviser la sous-famille en un certain nombre de tribus, puis la principale tribu, celle des *Tabernæmontaneæ*, en un certain nombre de sous-tribus. BOITEAU & SASTRE (1975) ont proposé un classement de la sous-famille. Le classement de la tribu des *Tabernæmontaneæ* fera l'objet d'une prochaine note.

6. — DIFFÉRENCES CHIMIOTAXONOMIQUES ENTRE *PLUMERIOIDEÆ* ET *TABERNÆMONTANOIDEÆ*

Toutes les *Tabernæmontanoideæ* étudiées jusqu'à ce jour renferment des alcaloïdes indoliques, au moins dans certains de leurs organes. Un doute subsistait récemment encore pour les *Macoubea* américains, que BOITEAU & SASTRE (1975) ont rattaché à cette sous-famille, en raison de la présence d'un arille à la graine, passé inaperçu jusqu'ici, et surtout des anthères sagittées, de la clavoncule à section en étoile et d'appendices sécréteurs au calice. Dans ce genre, cependant, on n'avait pas trouvé d'alcaloïdes indoliques, ni d'ailleurs d'autres alcaloïdes, dans l'appareil végétatif : feuilles et écorces de tige; on en a désormais mis en évidence dans les graines (travaux inédits de H. P. HUSSON). Ceci confirme, en outre, l'intérêt qu'il y a, lors de recherches phytochimiques, à ne pas se borner à l'étude d'un seul organe : leur teneur et même la composition qualitative des alcaloïdes qu'ils renferment pouvant être fort différentes.

Par contre, les *Plumerioideæ* au sens strict, comme le montre le *tableau 2*, sont plus hétérogènes quant à leur composition chimique; nous les avons divisées en quatre groupes :

Comme on peut le constater, de nombreuses sous-tribus sont alors hétérogènes : *Landolphiinæ*, *Leuconotidinæ* et *Carissinæ* parmi les *Carisseæ* ;

TABLEAU 2 : SOUS-FAMILLE DES *PLUMERIOIDEÆ*

Groupes chimiotaxonomiques : genres renfermant des alcaloïdes indoliques : I; genres renfermant des alcaloïdes stéroïdiques : S; genres renfermant des stéroïdes non aminés ou cardénolides : C; genres ne renfermant aucun de ces trois groupes de substances : O; genres non testés : ?

Tribus	Sous-tribus	Genres	Groupes chimio-taxonomiques
Carisseæ	*Hancorniinæ*	Hancornia.	0
	Landolphiinæ	Landolphia, Chamæclitandra, Clitandra, Orthopichoniana, Anthoclitandra, Vahadenia, Ancylobothrys, Saba	0
		Aphanostylis.	?
		Dictyophleba.	S
	Willughbeiinæ	Willughbeia, Urnularia, Cylindropsis	0
	Leuconotidinæ	Leuconotis.	I
		Bousigonia.	?
		Cyclocotyla	0
	Carissinæ	Carissa	0
		Acokanthera.	C
	Lacmelleinæ	Lacmellea	0
	Couminæ	Couma, Parahancornia	0
	Melodininæ	Melodinus.	I
	Pleiocarpinæ	Pleiocarpa, Picralima, Hunteria, Polyadoa, Tetradoa, Carpodinopsis	I
		Pleuranthemum, Comularia . . .	?
Rauvolfieæ	*Rauvolfiinæ*	Rauvolfia, Cabucala, Petchia . .	I
	Alyxiinæ	Alyxia, Lepinia, Lepiniopsis. . .	0 ou I ?

TABLEAU 2 (*suite*)

Tribus	Sous-tribus	Genres	Groupes chimio-taxonomiques
Rauvolfieæ	*Ochrosiinæ*	Ochrosia, Neisosperma	I
	Vallesiinæ	Vallesia, Kopsia	I
	Condylocarpinæ	Condylocarpon	I ou 0
		Rhipidia	?
	Anechitinæ	Anechites	?
	Notoneriinæ	Notonerium	?
Alstonieæ	*Craspidospermineæ*	Craspidospermum	I
	Dyerinæ	Dyera	I
	Plectaneiinæ	Gonioma	I
		Strempeliopsis	?
		Plectaneia, Kamettia	0
	Alstoniinæ	Alstonia, Tonduzia, Blaberopus, Laxoplumeria, Paladelpha	I
	Aspidospermatinæ	Aspidosperma, Diplorhynchus, Pycnobotrya, Peltospermum, Cufodontia, Geissospermum	I
		Microplumeria	?
		Stephanostegia	0
	Catharanthinæ	Catharanthus, Vinca, Rhazia, Amsonia	I
	Holarrheninæ	Holarrhena	S
		Carruthersia, Spirolobium	?
	Haplophytinæ	Haplophyton	I
	Plumeriinæ	Plumeria, Himatanthus, Mortoniella	0

Plectaneiinæ et *Aspidospermatinæ* parmi les *Alstonieæ ; Alyxiinæ* et *Condylocarpinæ* chez les *Rauvolfieæ*.

De plus l'ensemble des *Plumerioideæ* renferment, comme on peut le voir, aussi bien des alcaloïdes indoliques qu'on retrouvera chez les *Tabernæmontanoideæ*, que des alcaloïdes stéroïdiques qu'on retrouvera chez les *Echitoideæ*, ou des cardénolides qu'on trouvera de façon prépondérante chez les *Cerberoideæ*. Les *Plumerioideæ* apparaissent ainsi comme la sous-famille la plus ancienne, d'où dérivent les trois autres.

C'est pourquoi, nous ne pouvons suivre GANZIGER & HESSE (1976). En confondant *Plumerioideæ* au sens strict et *Tabernæmontanoideæ*, ils masquent les différences qui existent précisément entre ces deux sous-familles et s'interdisent, par là-même, de tirer les fruits d'une véritable recherche chimiotaxonomique. La chimie peut en effet apporter beaucoup pour préciser, ou éventuellement révoquer en doute, les différences que nous avons exposées dans l'âge évolutif relatif des deux sous-familles.

Comme l'a montré BOITEAU (1975), c'est dans les groupes les plus archaïques qu'on a le plus de chances de trouver des exemples de *ségrégation chimique*, aussi bien d'ailleurs que de ségrégation géographique.

Par exemple, les *Aspidosperma* américains renferment tous des alcaloïdes indoliques, alors que les *Stephanostegia* malgaches, qui en sont très proches par leur organisation (les uns et les autres présentent par exemple des fentes post-staminales résultant de la soudure incomplète du tube supérieur) ne contiennent jamais d'alcaloïdes.

De même, chez les *Plectaneiinæ*, le genre *Gonioma*, qui compte une espèce sud-africaine et une espèce malgache, est riche en alcaloïdes indoliques, alors que les nombreuses espéces malgaches du genre *Plectaneia* en sont toutes dépourvues.

Cette hétérogénéité des *Plumerioideæ* contraste absolument avec la très grande homogénéité des *Tabernæmontanoideæ*, qui, comme nous l'avons déjà dit, présentent toutes, sans exception, des alcaloïdes indoliques.

En méconnaissant cette différence profonde entre *Plumerioideæ* et *Tabernæmontanoideæ*, GANZIGER & HESSE (1976), ne peuvent plus comprendre que certains genres de *Plumerioideæ* contiennent des alcaloïdes stéroïdiques, comme c'est le cas des *Holarrhena*. Ils suggèrent même que ce genre soit rangé dans les *Echitoideæ*. Or, les *Holarrhena* et genres voisins constituant la sous-tribu des *Holarrheninæ* sont, par tous leurs caractères floraux, non seulement des *Plumerioideæ*, mais encore des *Alstonieæ* typiques : elles présentent notamment les zones sécrétrices des bords recouverts des sépales (alors que les *Echitoideæ* ont des appendices sécréteurs individualisés analogues à ceux que nous avons décrits chez les *Tabernæmontanoideæ*), des anthéres à sacs polliniques égaux, sans partie stérile, et surtout leur clavoncule reste libre, n'étant rattachée par aucun rétinacle aux anthères.

Ce que peut suggérer la découverte d'alcaloïdes stéroïdiques chez les *Holarrhena*, c'est que la sous-tribu des *Holarrheninæ*, tout en appartenant à la tribu des *Alstonieæ* et à la sous-famille des *Plumerioideæ*, constitue bien la souche dont sont sorties au moins certaines *Echitoideæ*. C'est là un

fait très éclairant, et c'est un grand service que la chimiotaxonomie rend à la systématique, même s'il ne s'agit encore que d'une hypothèse très vraisemblable.

N'oublions d'ailleurs pas qu'il existe aussi des alcaloïdes stéroïdiques chez les *Dictyophleba,* qui appartiennent à la tribu des *Carisseæ,* et donc à un tout autre groupe de *Plumerioideæ.*

Il en résulte que, si la chimiotaxonomie peut apporter un élément très intéressant à la systématique, elle ne saurait être le seul paramètre pris en compte par le systématicien. Elle peut éclairer très valablement la systématique de certains groupes, mais ses données doivent nécessairement être confrontées avec celles de la morphologie, notamment de la morphologie florale, et de la biologie. Elles ne peuvent constituer à elles seules la preuve d'un lien systématique et ne doivent être considérées que comme une présomption au milieu d'autres.

Bibliographie

Allorge, L., 1976. — *Morphologie et biologie florales des Apocynacées, applications taxonomiques,* Thèse de l'École Pratique des Hautes Études, Paris, 3e section, multigraphié 113 pp.

Baillon, H., 1891. — *Histoire des Plantes* 10 : 156.

Bentham, G. & Hooker, J. D., 1873. — *Genera Plantarum* 2 : CVI-Apocynaceæ.

Boiteau, P., 1975. — La ségrégation chimique, marque de l'archaïsme des taxons d'origine gondwanienne, étude des alcaloïdes indoliques et progrès des connaissances en systématique des Apocynacées, *Boissiera* 24 : 363-367.

Boiteau, P. & Sastre, C., 1975. — Sur l'arille des Macoubea et la classification de la sous-famille des Tabernæmontanoïdées, *Adansonia,* ser. 2, 15 (2) : 239-250.

Boiteau, P., Allorge, L. & Sévenet, T., 1976. — Apocynacées de Nouvelle-Calédonie : Révision des Alstonia, *Adansonia,* ser. 2, 16 (4) : 465-485.

Boke, N., 1948. — Development of the perianth in Vinca rosea, *Amer. J. Bot.* 35 : 413-423.

Candolle, A. de, 1844. — *Prodromus* 8, Apocynaceæ.

Darwin, Ch., 1861. — Fertilisation of Vincas, *The Gardener's Chronicle* : 552.

Ganziger, D. & Hesse, M., 1976. — A Chemiotaxonomic Study of the subfamily Plumerioideæ of the Apocynaceæ, *Lloydia* 39 (5) : 326-349.

Guédès, M. & Gourret, J. P., 1973. — Architecture des phyllomes végétatifs et périanthaires; cas du Catharanthus roseus (L.) G. Don, *Flora* 162 (4) : 309-334.

Leeuwenberg, A. J. M., 1976. — The Apocynaceæ of Africa. 1. Tabernæmontana L. 1. Introductory remarks to a revision of the species represented in Africa, *Adansonia,* ser. 2, 16 (3) : 383-392.

Markgraf, F., 1976. — Apocynaceæ, *in* H. Humbert, *Flore de Madagascar et des Comores* 169, Paris, 1 vol., 318 pp.

Payer, 1857. — *Traité d'Organogénie comparée de la fleur,* Paris (Masson, éd.).

Pichon, M., 1948. — Classification des Apocynacées; Rauvolfiées, Alstoniées, Allamandées et Tabernæmontanoïdées, *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.,* ser. nov., 27 : 153-251.

Pichon, M., 1950. — Classification des Apocynacées : Echitoïdées et supplément aux Plumerioïdées, *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.,* Botanique, 1 : 1-174.

Schumann, K., 1895. — Apocynaceæ, *in* Engler, *Pflanzenfamilien* IV (2) : 109-189.

Stapf, O., 1902. — Apocynaceæ, *in* Thiselton-Dyer, *Flora of Tropical Africa* 4 (1) : 24-231.

Walker, D. B., 1975. — Post-genital carpel fusion in Catharanthus roseus (Apocynaceæ); I. Light and scanning electron microscopic study of gynœcial ontogeny, *Amer. J. Bot.* 62 (5) : 457-467.

Woodson, R. E. Jr., 1933. — Studies in the Apocynaceæ. IV. The American Genera of Echitoideæ, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 20 : 605-790.

Woodson, R. E. Jr. & Moore, J. A., 1938. — The vascular anatomy and comparative morphology of Apocynaceous flowers, *Bull. Torrey Bot. Club* 65 : 135-166.